

---

WEBER, Reinhard, 2008, *Phlebopteris* (Matoniaceae) en el Triásico y Jurásico de México, in WEBER, Reinhard, ed., Plantas triásicas y jurásicas de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115, Parte 2, p. 85-115, 5 láms.

## ***PHLEBOPTERIS* (MATONIACEAE) EN EL TRIÁSICO Y JURÁSICO DE MÉXICO**

REINHARD WEBER\*

### RESUMEN

Las Matoniaceae más antiguas de Laurasia, género *Phlebopteris*, se remontan al Triásico medio/tardío (Ladiniano superior/Cárnico inferior). En la Formación Santa Clara (Cárnico, ¿y, quizás, Nórico?), Estado de Sonora, México, se encontraron tres especies de *Phlebopteris*. *Phlebopteris smithii* es moderadamente frecuente. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. y *Phlebopteris angustiloba*, se recolectaron juntos en un sólo punto de muestreo. La Formación Chinle, del SW de los Estados Unidos de América, aportó dos especies, *Phlebopteris smithii* y *Phlebopteris utensis*. Juntas, las áreas vecinas de la Formación Chinle y de la Formación Santa Clara, son el más antiguo centro de diversidad del género. A continuación se describe *Phlebopteris otongensis* sp. nov. de la Formación Huayacocotla (Hetangiano, Jurásico Inferior) de Hidalgo, México oriental.

**Palabras clave:** Paleobotánica, Matoniaceae, nuevas especies, Triásico, Jurásico, México.

---

\*Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.  
e-mail: weber@servidor.unam.mx

## ***PHLEBOPTERIS* (MATONIACEAE) FROM THE TRIASSIC AND JURASSIC OF MEXICO**

REINHARD WEBER

### ABSTRACT

The oldest known Laurasian Matoniaceae, genus *Phlebopteris*, are Mid/Late Triassic (late Ladinian/early Carnian) in age. The Carnian (and, perhaps, Norian?) Santa Clara Formation, Central Sonora, Mexico, bears three species of *Phlebopteris*. *Ph. smithii* is moderately common. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. and *Phlebopteris angustiloba* were found together in one Sonoran site. The geographically and stratigraphically close Chinle Formation, SW USA, bears two species, *Phlebopteris smithii* and *Phlebopteris utensis*. The Chinle and Santa Clara Formations together are the oldest known center of diversity of the genus. In addition, *Phlebopteris otongensis* sp. nov. is described from the Early Jurassic (Hettangian) Huayacocotla Formation near Otongo, Hidalgo State, eastern Mexico.

**Key words:** Fossil, Matoniaceae, new species, Triassic, Jurassic, Mexico.

**PHLEBOPTERIS (MATONIACEAE) AUS TRIAS UND JURA MEXIKOS**

REINHARD WEBER

**ZUSAMMENFASSUNG**

Die nach mitteltriassischen Vertretern aus der Antarktis ältesten Matoniaceen sind grösstenteils laurasische Phlebopteris-Arten der Mittel-/Spättrias in der Santa-Clara-Formation von Sonora, NW-Mexiko, die ins Karn gehört (und vielleicht ins Nor reicht?), kommen drei Arten vor. *Phlebopteris smithii* ist zerstreut. *Phlebopteris crenulata* sp. nov. und *Phlebopteris angustiloba* wurden gemeinsam nur an einem Fundpunkt gesammelt. Die Chinle-Formation, SW-USA hat bisher zwei *Phlebopteris*-Arten geliefert, *Phlebopteris smithii* und *Phlebopteris utensis*. Die benachbarten Gebiete der Chinle-Formation der USA und der Santa-Clara-Formation von Sonora stellen zusammengefasst das älteste Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung dar. Ausserdem wird *Phlebopteris otongensis* sp. nov. aus der Formation Huayacocotla (Hettangium) von Hidalgo (östliches Zentralmexiko) beschrieben.

**Schlüsselworte:** Paläobotanik, Matoniaceae, *Phlebopteris*, neue Arten, Trias, Jura, Mexiko.

## INTRODUCCIÓN

La familia Matoniaceae tiene dos géneros modernos con pocas especies confinadas a algunas islas de Malasia entre Indochina y Australia, “al oriente de 90° longitud este y 10° de latitud norte y sur” (CORSIN & WATERLOT, 1977). Junto con las Gleicheniaceae e Hymenophyllaceae, la familia pertenece a los más antiguos helechos leptosporangiados sobrevivientes hasta el presente.

Las Matoniaceae se remontan al Triásico Medio. La asignación de *Tomaniopteris katonii* (KLAVINS, TAYLOR & TAYLOR, 2004), descrito con base en soros desprendidos, es menos segura que la de *Soloriopsis ruxpex* (MILLAY & TAYLOR, 1990), un fragmento de eje; ambas especies se describieron con base en fósiles permineralizados de Antártida. En lo consecutivo, la familia no tuvo gran auge en Gondwana. La edad de la secuencia con carbón de la cuenca de Ipswich, Australia, donde se registró *Phlebopteris alethopteroides* ETHERIDGE (1888), se ha considerado generalmente como triásica tardía. En Laurasia, apareció en algunas localidades del Triásico Tardío (a partir del Carníco), representada por el género *Phlebopteris* BRONGNIART y, según HIRMER & HOERHAMMER (1936), desde el Triásico más tardío (Rético) de Kulmbach (Franconia, Alemania), se encuentra *Selenocarpus* SCHENK. En el Jurásico, la familia alcanzó distribución y diversidad notables, sobre todo en Laurasia. Géneros y especies fósiles adicionales se encuentran hasta en el Cretácico (TIDWELL & ASH, 1994).

Para las investigaciones sobre Matoniaceae fósiles, los trabajos de HIRMER & HOERHAMMER (1936), sobre la morfología de la fronda y la taxonomía, de VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1993), sobre la morfología de las esporas y la taxonomía, junto con una recopilación menos completa por ANDREWS & BOUREAU (in ANDREWS *et al.*, 1970), son básicos. En su descripción de *Aninopteris* gen. nov., GIVULESCU & POPA (1998, tab. 1) resumieron los caracteres foliares y de las esporas de este género monotípico junto con 13 especies de *Phlebopteris*. Información fitogeográfica se encuentra en CORSIN & WATERLOT (1977) y SKOG (2001).

## MATONIACEAE FÓSILES EN AMÉRICA DEL NORTE

**México:** Las primeras Matoniaceae mesozoicas de México se mencionaron en el siglo XIX. *Phlebopteris* fue dado a conocer (con el sinónimo *Laccopteris*) en una lista de especies triásicas de la Formación Santa Clara, Sonora como “*Laccopteris Emmonsi* FONTAINE” (AGUILERA & ORDÓÑEZ, 1893). En una versión modificada de esta lista, AGUILERA & ORDÓÑEZ (1896), refirieron “*Laccopteris Emmonsi*” (sic!) y “*L. af. Münsteri*”. Esta última fue registrada nuevamente por WIELAND (1926). Posteriormente, (AGUILERA, 1938, ms. no publ.) describió e ilustró “*Laccopteris muensteri*”, sin referencia a “*Laccopteris Emmonsi*”. Su material original no se encuentra en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM. La identidad de los especímenes antiguos de *Phlebopteris smithii*, descrito aquí, no puede confirmarse con base en las ilustraciones de AGUILERA (1938), que muestran fragmentos de aspecto más tosco. Esta situación sugiere que la diversidad del género en la Fm. Santa Clara puede haber superado la que está documentada con el material recolectado por el autor y sus estudiantes, descrito aquí. Por ser cuestionables, las identificaciones anteriores no figuran en las sinonimias de este artículo. La información sobre *Phlebopteris* en el inciso sobre “el Triásico continental de México” por CORSIN & WATERLOT (1977), bajo el encabezado no perfectamente atinado “América Central” (trad. del autor), ya estaba obsoleta cuando se publicó. La flora de la Mixteca Alta, citada como de edad rética, es del Jurásico Medio. Los registros jurásicos de la familia Matoniaceae se restringen a dos géneros, *Phlebopteris* (como *Laccopteris*) y *Piazopteris* LORCH. “*Laccopteris* (?) sp.” se encontró en el Jurásico Medio de la Mixteca Alta, Estado de Oaxaca (WIELAND, 1914, 1916). La identificación genérica es correcta, aunque se trata de un fragmento de una fronda estéril (véase abajo). Además, la especie nueva *Phlebopteris otongensis*, descrita aquí, se había mencionado antes en la literatura sin identificación específica, ni se describió como nueva (DELEVORYAS, 1982). En cuanto a *Piazopteris*, WIELAND (1914, 1916) describió “*Alethopteris* (?) *oaxacensis*” como especie nueva, la cual junto con “*Alethopteris*

*branneri*” (WHITE), “*Phlebopteris branneri* (WHITE) GOTHAN” (GOTHAN in JONGMANS & GOTHAN, 1951; W. & R. REMY et al., 1975) cayó en sinonimia con *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH 1968 (LORCH, 1967 [1968]) (SILVA-PINEDA, 1969). Este último nombre se cita usualmente como *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH, 1967. Sin embargo, el año válido de la publicación de esta combinación es 1968, según una nota al pie de la primera página de dicha publicación: “Received January, 1968”. Esta especie es frecuente en la flora del Jurásico Medio de México.

En total, se agrega a los listados en el catálogo de MALDONADO-KOERDELL (1950) y en SILVA-PINEDA cuatro especies de *Phlebopteris*, dos de ellas nuevas y dos conocidas previamente sólo de otros países.

**Triásico y Jurásico de América del Norte, excepto México:** Las Matoniaceae mesozoicas, precretácicas, encontradas en América continental al norte y este de México, son pocas, sobre todo porque las floras jurásicas escasean en esta área. La mayoría de las especies son del Supergrupo Newark, es decir, del Triásico Tardío (y Jurásico temprano). La especie más conocida es *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD, descrita aquí para Sonora. La especie fue referida originalmente del Grupo Chinle del suroeste de los Estados Unidos de América (DAUGHERTY, 1941), como también *Phlebopteris utensis* ARNOLD (1956), que se discute brevemente abajo. A diferencia de ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982), el autor considera que se trata de una especie válida.

Algunas especies adicionales de “*Laccopteris*” o bien *Phlebopteris* se han descrito desde el siglo XIX, del Supergrupo Newark, del este de los Estados Unidos, pero se han basado generalmente en material pobre, perdido. Se discutieron en ASH et al. (1982), en el contexto de una revisión de *Phl. smithii*, y en WEBER (1999) en el estudio taxonómico de *Tranquilia whitneyi* (NEWBERRY) HERBST.

Después de su aparición diversificada en el Triásico del noroeste de México y el suroeste de los Estados Unidos de América, *Phlebopteris* no alcanzó una diversidad similar, sino en la flora de transición TR/J del Scoresby-Sund de Groenlandia. HARRIS ([1926, 1931,] 1937: 19-22) describió *Phlebopteris angustiloba*

(antes como “*Laccopteris angustiloba*”), *Phlebopteris muensteri* (antes “*Laccopteris groenlandica*” o “*L. brauni*”) y *Phlebopteris polypodioides* (antes también “*L. affinis*”) encontradas en los niveles más bajos del Jurásico (zona de *Thaumatopteris*). De acuerdo con GIVULESCU & POPA (1998), *Phl. affinis* se acepta aquí como especie válida, mientras que HIRMER & HOERHAMMER (1936) y HARRIS (1961) la habían puesto en sinonimia con *Phl. polypodioides*.

Además, ASH (1991) describió *Phlebopteris tracyi* de la Formación Coon Hollow (Terreno Wallowa), del Jurásico Medio de Oregon e Idaho, Estados Unidos de América. Esta especie se distingue fácilmente de todas las especies mexicanas, en que las pinas tienen una venación secundaria conspicuamente reticulada, y que están insertas con interespacios marcados.

En la Formación San Cayetano de Cuba, que en sus niveles más altos alcanza el Oxfordiano, VAKHRAMEEV (1965) describió “*Phlebopteris cubensis*”, mismo que fue revisado e identificado como *Piazopteris branneri* por ARECES-MALLEA (1990). Se desconoce la edad precisa de los niveles con plantas.

## LA FORMACIÓN SANTA CLARA

En varias ocasiones, el autor dio referencias de la literatura geológica especializada (WEBER, 1985 a; 1997). STEWART & ROLDÁN (1991) reinterpretaron la formación, cuyo espesor se conoce sólo tentativamente, pues es probable que fuera deformada por tectonismo sinsedimentario. Independientemente de lo anterior, parece razonable asignar la Formación Santa Clara, y el Grupo Barranca, al cual pertenece, al Supergrupo Newark y correlacionarla con los niveles cárnicos de aquél.

## LA FORMACIÓN HUAYACOCOTLA

*Phlebopteris otongensis* sp. nov., la especie jurásica descrita al final, proviene de un solo afloramiento en el norte del Estado de Hidalgo. La geología de la zona está avanzada gracias a los yacimientos de manganeso cerca de Otongo, explotados por la Compañía Minera

Autlán. De acuerdo con OCHOA-CAMARILLO (1997), las capas con plantas fósiles en la localidad pertenecen a la Formación Huayacocotla, que es, en parte, continental y que corresponde al Hettangiano. El autor fue informado por Jaime RUEDA-GAXIOLA (com. oral) sobre esta localidad, que se ubica aproximadamente a 1 km del campamento minero Otongo, al lado derecho del camino de terracería hacia una estación de bombeo. Entre otros, Theodore DELEVORYAS la visitó posteriormente, mencionó *Phlebopteris* de Otongo en una publicación (DELEVORYAS, 1982) y escribió sobre la comunidad con *Phlebopteris otongensis*: “La localidad en Hidalgo es realmente memorable por la escasez de las cicadofitas, que predominan en las demás floras jurásicas de México. Al parecer, los fragmentos de los helechos fueron sepultados durante una inundación, y no fueron arrastrados” (trad. del autor). Con buena razón, DELEVORYAS también subrayó que, en su mayoría, los helechos mesozoicos pertenecían al estrato herbáceo (‘ground cover’).

## MATERIAL

El material estudiado fue recolectado en una región extensa y numerosos sitios de muestreo en el Estado de Sonora. Un yacimiento con *Phlebopteris* se ubica en el Estado de Hidalgo. En los afloramientos sonorenses, los estratos o paquetes de estratos vecinos pueden mostrar diferencias litológicas marcadas, a las cuales corresponden diferencias en el contenido florístico. Por otra parte, apenas se notan tales diferencias entre las grandes áreas de estudio en Sonora (WEBER, 1985 a, fig. 1-5), y los fósiles sugieren que el patrón regional de vegetación no ha cambiado cualitativamente durante la sedimentación de la formación.

El intento de encontrar una biozonación de la flora no es prometedor, ya que la diferenciación florística regional es poca, y en la práctica es imposible debido al reducido conocimiento de la estratigrafía fina de la formación. Las diferencias florísticas a cortas distancias permitieron la descripción de algunos grupos recurrentes de especies, que se han estudiado e interpretado en un contexto paleoecológico (WEBER et al., 1980 [1982]; ZAMBRANO & WEBER 1985).

## MUESTREOS, PRESERVACIÓN Y TÉCNICA

**Denominación de los lugares de muestreo:** Las áreas y tipos de yacimientos con plantas fósiles se llaman: (1) ‘Área de trabajo’: Superficie de más de 1 km<sup>2</sup>, cartografiada; (2) ‘localidad’: Una superficie de 300 x 300 m cuanto más, con varios sitios y/o puntos de muestreo; (3) ‘punto de muestreo’: capa con espesor <30 cm, muestreada a lo largo de <5 m; o superficie reducida, normalmente de <5 m de un extremo al otro, con fósiles en escombros, o lugar de excavación o recolecta en superficie, en donde no se diferencian estratos; (4) varios puntos de muestreo en una superficie de unos 10 x 10 m pueden combinarse como ‘sitio de muestreo’. Los muestreos que arrojaron los fósiles descritos se mencionan en contexto.

**Preservación:** La Formación Santa Clara contiene mantos de antracita y grafito microcristalino. De acuerdo con estos grados de madurez, las impresiones investigadas muestran sólo excepcionalmente películas orgánicas amórficas y ningún rasgo anatómico de las cutículas. Los yacimientos con *Phlebopteris* se caracterizan frecuentemente por roca de grano fino que puede ser muy oscura o negra. La venación se puede observar sólo tentativamente, pero los soros y los esporangios pueden estar bien moldeados. La preparación de palinomorfos dispersos se ha intentado por varios colegas, siempre sin resultados. Por tanto, no se hicieron ensayos para encontrar esporas de *Phlebopteris* in situ.

En su mayoría, los fragmentos de *Phlebopteris angustiloba* y *Phl. smithii* corresponden a la etapa reproductiva. Los soros dificultan la observación de la venación, que se vuelve casi imposible, cuando minerales secundarios, p. ej., caliche o hidróxidos de hierro, cubren las impresiones o alteran la roca contigua (Lám. II, fig. 2, 3, 9; Lám. IV, V). Los fósiles apenas requieren de preparación. En el espécimen de Lám. I, fig. 5-7 se removió tal costra.

Los helechos de la Formación Huayacocotla se encuentran en una arcillita fina, de color gris claro. El reemplazo de la sustancia vegetal por hidróxido de hierro y la decoloración secundaria alrededor de las impresiones foliares dan a estos fósiles un atractivo estético. Sin embargo, los minerales secundarios cubren o

borran el relieve fino de las superficies foliares y de la venación.

El espécimen ilustrado en Lám. III, fig. 7 y 8 es el mejor preservado y se fotografió con un microscopio ZEISS Tessovar. Las demás fotografías se tomaron con varias cámaras de 35 mm. Los especímenes están depositados en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, México, D.F.

## TAXONOMÍA

**Orden: Filicales**

**Familia: Matoniaceae**

**Género: *Phlebopteris* BRONGNIART 1836**

**Especie tipo:** *Phlebopteris polypodioides* BRONGNIART, 1836 (1828-1838): 372, lám. 83, fig. 1.

**Relaciones taxonómicas de *Phlebopteris*:** HIRMER & HOERHAMMER (1936), y más tarde HARRIS (1961), reunieron en *Phlebopteris polypodioides* BRONGNIART un gran número de formas que se habían distinguido anteriormente como especies diferentes, y ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982) asignaron numerosos registros norteamericanos a *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD. Así resaltan las dificultades al definir especies de las Matoniaceae. La delimitación de *Phlebopteris*, *Matonidium* y *Matonia* conlleva complicaciones adicionales en el nivel de géneros, lo cual hizo ver HARRIS (1980) con su interpretación de *Phlebopteris muensteri* y *Phlebopteris braunianus* como hojas de luz y de sombra, pertenecientes a una sola especie de *Matonia*.

Con referencia a estos géneros, HARRIS (1961) dice: “Resulta evidente que los límites entre *Phlebopteris*, *Matonidium* y *Matonia* están menos tajantemente trazados de lo que se suponía hasta la fecha y, es más, estos géneros parecen ser transicionales ...” (trad. del autor).

**Delimitación de las especies:** La valoración de diferencias y variabilidad en *Phlebopteris* depende más que en otros grupos del material. Al describir especies debe usarse de preferencia material rico de una sola

localidad; en cambio, conjuntos de especímenes provenientes de numerosas localidades ampliamente esparcidas pueden borrar diferencias entre especies poco distintas, como en el caso de *Phlebopteris smithii* en ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982). Pese a lo anterior, *Phlebopteris crenulata* sp. nov. se describe aquí con base en un solo espécimen, ya que posee un carácter diagnóstico diferencial incuestionable. Las descripciones de especies deben ilustrarse con especímenes de varias etapas ontogenéticas y con buena representación de ejemplares fértiles y estériles. Hay que evitar la selección para ilustración sólo de aquellas frondas que muestran la base de la lámina pediforme, lo cual se tuvo en cuenta en las presentes descripciones de *Phlebopteris smithii* y *Phl. otongensis* sp. nov.

**Caracteres de importancia:** *Phlebopteris* posee frondas en forma de abanico, con segmentación primaria en lóbulos primarios, por lo general laciniados. Éstos a veces se designan como ‘pinas’, lo cual parece inadecuado. El autor usa el término ‘pina’ para los segmentos de último orden (penúltimo en *Piazopteris*) que, por lo normal, son lóbulos con bases confluyentes. Las frondas fértiles poseen soros con una sola hilera circular de menos que 20 esporangios. No se percibe un receptáculo voluminoso ni un indusio, lo cual puede estar condicionado por la fosilización. Estos caracteres no respaldan inequívocamente la diagnosis genérica, la cual, no obstante, es práctica. *Phlebopteris* resulta ser un género con diagnosis parcialmente negativa: Indusios y columnas centrales no presentes, etc. Cuando en una especie se observa un indusio, ésta debe asignarse a *Matonidium* o *Matonia*, respectivamente, aun cuando estos géneros se consideren como transicionales, como se aludió anteriormente.

En las diagnosis de especies de *Phlebopteris* es de especial importancia la venación secundaria o, al menos, se ha usado con preferencia. Las venillas secundarias no se ramifican, se bifurcan o pueden formar anastomosis en una medida variable. Hay patrones de venación muy peculiares y fijos, como en *Phlebopteris angustiloba*. Por lo normal, el grado de reticulación varía mucho, y para fines diagnósticos es necesario recurrir a caracteres adicionales de la venación, como la presencia o ausencia de arcos primarios a lo largo de las venas medias, así

como su tamaño y forma, la posición y forma de las mallas secundarias o los ángulos de inserción de las venillas secundarias.

Las especies más conocidas y fundamentales para todas las comparaciones son aquéllas que HIRMER & HOERHAMMER (1936) revisaron y redescubrieron sobre todo con base en material de las areniscas de transición entre el Rético y Liásico de Franconia, Alemania, que son *Phlebopteris angustiloba* y *Phlebopteris polypodioides*, *Phlebopteris brauni*, *Phlebopteris muensteri*. Las primeras dos especies tienen venación reticulada. La venación muy característica de *Phlebopteris angustiloba* se describe más abajo. Por otra parte, en el grupo de *Phlebopteris polypodioides* la venación muestra una variabilidad tan grande que parece imposible o arbitrario separar las diferencias inter- o intraespecíficas. En casos extremos, la venación asemeja estrechamente la de *Woodwardia*. En lo demás, la taxonomía de este grupo depende de la inclinación de los autores por 'lumping' o 'splitting'. El material tipo de *Phlebopteris polypodioides* proviene del Jurásico Medio de Yorkshire, y HARRIS (1961) ofrece la mejor referencia para comparar las especies mexicanas con aquélla.

Las otras dos especies tienen venación secundaria sin anastomosis, excepto en las bases confluyentes de las pinas. Como se mencionó, HARRIS (1980) las combinó con el nombre de *Matonia braunii*, ya que le pareció haber observado indusios en *Phlebopteris braunii* y porque interpretó las dos "especies" como las hojas de sol o de sombra de la misma planta. Autores posteriores cuyo criterio se adopta aquí, insisten en que *Phlebopteris muensteri* debe permanecer en *Phlebopteris*, porque la observación de los indusios es incierta (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993; GIVULESCU & POPA, 1998). Además, no es posible comprobar la suposición de que se trate de hojas de sol y de sombra.

La ausencia de los indusios se subrayó también en el caso de *Phlebopteris smithii* (ASH, LITWIN & TRAVERSE, 1982). La venación de esta especie muestra muy pocas anastomosis y arcos primarios, respectivamente (ibidem, fig. 2 A-D en el texto).

Los soros, los esporangios y esporas ofrecen caracteres importantes adicionales, aunque en los fósiles de muchas localidades se observa preferentemente

el lado adaxial de las frondas, y los soros aparecen como abultamientos más o menos circulares con un ombligo central, que resalta sobre todo en *Phlebopteris angustiloba*, descrito abajo.

Como impresiones, las plantas triásicas de Sonora ofrecen sólo información morfológica incompleta, mas este defecto por lo normal no impide el análisis taxonómico. En el presente estudio, debido a que algunas especies de *Phlebopteris* del Triásico sobrevivieron hasta el Jurásico, y a que se describe también una especie jurásica, había que tener en cuenta también las formas jurásicas, con base en la recopilación mencionada de POPA in GIVULESCU & POPA (1998, tab. 1).

***Phlebopteris crenulata* sp. nov.**

Lám. I, fig. 1-4

**Previous record:**

1985. *Phlebopteris* ex gr. *polypodioides*.- WEBER 1985 a: 120, tab. 3 (only name).

**Diagnosis:** Pinnae sublinear, pinnule margin entire at base, crenulate more distally, lobes of crenulation about 2 mm wide, pinnae about 5 mm in width; midrib about 0.5 mm wide, slightly curved and decurrent at base, secondary venation slightly reticulate, primary arches of secondary venation along rachis spanning the whole distance between neighboring pinnule midribs, pinnule with one often interrupted row of angular primary arches along each side of midrib, arches less than 3 mm long, about 0.5 mm wide from the midrib, venation scarcely anastomosing to the margin, forming locally marginal or submarginal loops. Often one veinlet ending at the proximal extreme of crenulation notch, five or less veins per crenulation lobule touching the pinnule margin at an angle of 45 to 80°, measured along the midrib.

**Holotype:** Specimen IGM-PB-1211 (Lám. I, fig. 1-4).

**Locus typicus:** Close to the village El Encinal (and the Los Pilares hills), eastern central Sonora, Mexico. Sampling site El Crucero, bed 2 (537B CLP-IG-UNAM, working area 5 in WEBER, 1985 a, fig. 5), 28°33'02"N/109°21'10"W.

**Stratum typicum and age:** Santa Clara Formation, Carnian (and perhaps Norian?).

**Derivatio nominis:** *crenulata* (lat.): crenulate; margin of pinna with very small, more or less rounded lobes.

**Descripción:** Sólo el holotipo fue hallado en el punto de muestreo 537B, entre El Encinal y Los Pilares (véase WEBER 1985 a, fig. 5), en un nivel diferente del que contiene *Phlebopteris angustiloba*. El espécimen muestra un fragmento de un segmento primario profundamente laciniado de una fronda. Todas las pinas están incompletas. Al parecer, las pinas eran planas, ya no se tocaban lateralmente, sino que tenían interespacios de 1 a 2 mm. Las bases de las pinas vecinas confluyen y el ala del raquis que se forma de esta manera alcanza 2 mm de anchura. El borde de las pinas está diseccionado por muescas aproximadamente cada 2 mm, es decir, es crenulado. La venación de las pinas consiste en una vena primaria o costa media fina, de aproximadamente ½ mm de anchura casi constante en la porción basal. Las costas forman con el raquis un ángulo axilar de casi 90°, más agudo en la base, ya que son ligeramente decurrentes lo cual se observa difícilmente si el punto de inserción está cubierto por el raquis. La vena media está acompañada a los lados por una serie de arcos primarios de la venación secundaria, que son mucho más largos (a lo largo de la costa media) que anchos. En el ala entre las bases de las pinas se encuentran venillas paralelas al raquis y que forman arcos cuya longitud (a lo largo del raquis) casi iguala la distancia entre las pinas (Lám. I, fig. 1).

**Comparaciones:** El carácter diagnóstico diferencial de *Phlebopteris crenulata* es el borde que, en contraste con las demás especies del género, es crenulado. En la venación, la especie es parecida a *Phlebopteris polypodioides*, descrito por Hirmer & Hoerhammer (1936) del Jurásico basal de Alemania. La pina ilustrada en ese trabajo en la fig. 5 en el texto (Nr. 4) con su borde no perfectamente recto asemeja el ejemplar sonorense, y la venación secundaria es muy similar en ambas especies. Hirmer & Hoerhammer (1936) con buena razón no consideraron los caracteres del borde de las pinas en sus diagnosis de *Phlebopteris*, ya

que todas las especies conocidas en esa época tienen bordes enteros. En cambio, Harris (1961) constató expresamente en su diagnosis de *Phlebopteris polypodioides*, basada en el material tipo de la especie y otros especímenes del estrato tipo, que los bordes de las pinas están enteros.

Por ello, el borde crenulado, junto con la venación secundaria menos reticulada en el espécimen sonorense, son considerados aquí como suficientes para definir una especie nueva. La gran diferencia en edad entre los materiales de Sonora y de Yorkshire (Cárnico o Aaleniano/Bathoniano, respectivamente) es una razón adicional para distinguir dos especies.

*Phlebopteris crenulata* se distingue de las demás especies sonorenses del género en el grado de la reticulación de la venación secundaria. Los arcos primarios acompañantes de la vena media faltan casi por completo en *Phlebopteris smithii* (ASH et al., 1982, fig. 2a-d en el texto). Además, las pinas de esa especie tienen bordes enteros.

A pesar de haberse encontrado en el mismo punto de muestreo, *Phlebopteris crenulata* no puede confundirse con *Phlebopteris angustiloba*, ya que en esta última especie las venas secundarias forman un ángulo casi recto con el borde de la pina, y las demás venillas son claramente más finas, de modo que podrían llamarse venas terciarias. En *Phlebopteris angustiloba*, las pinas se tocan o se sobreponen constantemente. En *Phlebopteris otongensis*, la especie jurásica descrita al final, el grado de reticulación es similar al de *Phlebopteris crenulata*, pero el borde de la pina y el tamaño de las arcos primarios no coinciden.

***Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD 1947**

Lám. I, fig. 5-8; Lám. II; Lám. III, fig. 1-3

**Basionym:** *Laccopteris smithii* DAUGHERTY 1941. The Upper Triassic flora of Arizona. Carnegie Institution of Washington, Publication 526.

**Synonymy and diagnosis:** cf. ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982) regarding the diagnosis and LITWIN (1985) for the synonyms.

**Previous records from Sonora:**

1980 (1982). *Phlebopteris* cf. *smithii*. - WEBER, ZAMBRANO-GARCÍA & AMOZURRUTIA-SILVA: 128, fig. 2 a-c (only name).

1985. *Phlebopteris smithii* (DAUGHERY) ARNOLD. - WEBER, 1985 a: 120, tab. 3 (only name).

**Yacimiento más importante:** Base de La Barranca, Sección 2 (POTTER *et al.*, 1980) (punto de muestreo 528; área de trabajo 4, WEBER, 1985 a, fig. 4; 28°34'40"N; 109°40'06"W).

**Observaciones:** El material tipo de *Phlebopteris smithii* de la Formación Chinle, Petrified Forest Member (DAUGHERTY, 1941), se revisó junto con especímenes de numerosas localidades norteamericanas en ASH, LITWIN & TRAVERSE (1982).

En Sonora se recolectaron unos 50 ejemplares, sobre todo en el escombros de carretera a lo largo de la Sección La Barranca 2, área de trabajo 4, La Barranca/Santa Clara (WEBER, 1985 a, fig. 4). Además se observaron lajas de tamaño muy grande, repletas de fragmentos de esta especie, que no se recolectaron por la preservación pobre de las frondas. En todo el material, estas últimas están fragmentadas, y se encontraron sólo dos especímenes con la base pediforme de la lámina foliar. Por ello, no se ha podido medir la longitud y la anchura de las frondas enteras y de los segmentos primarios. La anchura de las pinas alcanza 5 mm, pero con frecuencia es menor. En algunos ejemplares, con fragmentos en arcillita encajonante negra, la preservación de los detalles es muy buena (Lám. I, fig. 5-7).

La Lám. II, fig. 6 muestra la base de una fronda pequeña. Aunque no puede medirse, la anchura del pecíolo puede haber alcanzado unos 7 mm. Distalmente se divide en dos mitades flabeladas, con nueve segmentos primarios cada una que, en parte, están muy deteriorados.

La Lám. II, fig. 4-6 y la Lám. III ilustran algunos fragmentos de frondas fértiles. Los soros están arreglados en dos hileras al lado de la costa media, y en su mayoría tocan ésta mas no el margen de la pina. El diámetro de los soros es de 1/2 a 1/3 aproximadamente, de la anchura de cada mitad de la lámina sin la vena media. Así, cada mitad de la lámina posee una franja marginal libre de soros. Estas mitades de lámina son

más o menos revolutas. Los soros se tocan o están separados por interespacios de hasta 1/2 del diámetro del soro (Lám. II, fig. 6, 7 y 9). En las frondas sepultadas horizontalmente, aparecen como estructuras circulares. Los esporangios están insertos en círculo uniseriado alrededor del receptáculo. En 30 soros se contaron entre 11 y 14 (¿15?), en promedio unos 13 esporangios, pero los números más bajos pueden corresponder a soros dañados e incompletos.

Los esporangios se reconocen por los anillos radialmente orientados en el soro. En su mayoría, los anillos están doblados, pero la dehiscencia parece haber iniciado pues se ha observado algunos expandidos. Los esporangios parecen carecer de pedicelos y están más o menos deformados por la dehiscencia y la sepultación. En estas condiciones, la medición de sus dimensiones, la longitud de 0.3 mm y la anchura casi igual, resulta algo imprecisa. La anchura del anillo es de unos 0.06 mm.

**Marco ecológico:** *Phlebopteris smithii* pertenece en Sonora a conjuntos fósiles de composición bastante variable. En los sitios de muestreo de la Sección 2 de La Barranca, se asocia sobre todo con la equisetácea *Asinisetum* (WEBER, en esta publicación) que, según los estudios realizados hasta la fecha, prefirió hábitats oxigenados sin producción de turba (WEBER *et al.*, 1980 [1982 a]; ZAMBRANO-GARCÍA & WEBER, 1985). No se ha descubierto raíces y rizomas, por lo cual esta determinación requiere de observaciones adicionales.

**Discusión:** *Phlebopteris smithii* ilustra la dependencia de ciertos caracteres del estado de maduración ontogenética de cada espécimen y de la preservación. En la descripción original, DAUGHERTY (1941, lám. 7, 8) mostró tres fragmentos de frondas con la base pediforme de la lámina y un ejemplar (lám. 8, fig. 2) con la parte central de un segmento primario. Una fronda adicional, muy pequeña, aparece en su lám. 9, fig. 1. La representación de frondas con o sin la base pediforme es de 4:1. Ningún espécimen muestra el ápice de un segmento principal. ASH *et al.* (1982, 1-3) ilustraron 13 especímenes, nueve con la base pediforme. La relación entre frondas con o sin base pediforme es casi igual o igual cuando no son considerados los especímenes de DAUGHERTY reproducidos por ASH *et al.* (1982, lám. 3,

fig. 3). Sin embargo, para fines de comparaciones entre especies referidas en la literatura se requiere de un panorama equilibrado de la variabilidad de las bases de lámina y las partes centrales de las frondas. Las ilustraciones en este artículo amplían la imagen sesgada de *Phlebopteris smithii* presentada por los autores previos, en cuyas ilustraciones predominan especímenes con las bases de lámina. Los especímenes de DAUGHERTY (1941) destacan por un aspecto burdo, con pinas más cortas y anchas que lo normal. ASH et al. (1982, lám. 1, fig. 1, 5) dieron ilustraciones de frondas casi completas. Estos ejemplares, así como las figuras de algunos fragmentos adicionales de segmentos primarios más grandes, muestran que las pinas son por lo normal mucho más angostas y tupidas que en DAUGHERTY, y que tienen bordes casi paralelos. La ampliación de ASH et al. (1982, fig. 5) no es  $\times 1$  como dice el pie de la lámina, pero la pieza en sí es de suprema calidad. El segmento primario central de esta fronda muestra al lado derecho varias pinas que están insertas en el raquis con ángulo casi recto, mientras que a mano izquierda, los ángulos son menores ya que el fragmento no quedó sepultado en posición horizontal. Cuanto menor es el ángulo entre las dos mitades del segmento, mayor es la deformación y más pequeño el ángulo axial de las pinas. Los segmentos primarios más planos y expandidos horizontalmente, muestran ángulos axiales de casi  $90^\circ$  (DAUGHERTY, 1941, lám. 8, fig. 2; ASH et al., 1982, lám. 1, fig. 6). Por ende, en las diagnósis debe usarse sólo el ángulo axilar mayor, medido en segmentos sepultados horizontalmente.

La densidad de las pinas y soros parece variar mucho en *Phlebopteris smithii*. Soros que se tocan o que están “imbricados” (Lám. I, fig. 5-7) y otros con interespacios que alcanzan  $1/2$  diámetro de un soro, pueden encontrarse en la misma fronda. Esta variabilidad, en parte aparente, depende de las condiciones tafonómicas. La forma asimétrica de la mayoría de los soros de este espécimen sonorense se debe indudablemente al grano muy fino de la roca encajonante, a cuya compactación obedece que el fragmento aparente sepultación horizontal a pesar de su orientación original oblicua o diagonal al estrato. Para fines diagnósticos hay que medir los diámetros de los soros y sus distancias en especímenes no deformados.

El estado de preservación de los especímenes disponibles no favorece la observación de los indusios. Muchos soros muestran una estructura cóncava central de aproximadamente la mitad del diámetro del soro. En algunos casos, esta estructura tiene un contorno claramente delineado (p. ej. Lám. I, fig. 7, hilera inferior, 3er soro de la derecha). Estas líneas no corresponden al borde de un indusio, sino al conjunto de terminaciones proximales de los anillos de los esporangios individuales. En la fronda de la Lám. I, fig. 5-7, esta porción central con el receptáculo se encuentra alterada por sepultación diagonal.

**Comparaciones:** *Phlebopteris utensis* de la Formación Chinle, fue descrito por ARNOLD (1956) y puesto en sinonimia con *Phlebopteris smithii* por ASH et al. (1982). LITWIN (1985), al estudiar las esporas de la última especie, la revisó, pero no opina expresamente sobre dicha decisión. Especímenes adicionales de *Phlebopteris utensis*, depositados por ARNOLD y resguardados en la colección de tipos del National Museum of Natural History (Smithsonian Institution) muestran que las aréolas primarias (“fields”) entre la vena media, las secundarias principales y el borde de la pina que se notan en la fotografía (ARNOLD, 1956, lám. 16, fig. 6), son artefactos fotográficos. La lám. 16, fig. 1 muestra el mismo espécimen con poco aumento, y las aréolas se parecen en esta imagen a los abultamientos con ombligo central que se observan en muchas hojas de *Phlebopteris* y que corresponden al lado adaxial de las mismas (cf. Lám. IV, fig. 4, 5).

Según ARNOLD, *Phlebopteris utensis* tiene menos de 10, por lo normal ocho esporangios por soro. Mientras que en los ejemplares de *Phlebopteris smithii* de Sonora se encuentran normalmente más de 11, en promedio unos 13 esporangios. Según la diagnósis de ASH et al. (1982), el número de esporangios varía entre siete y 20 (diferencia de 14), lo cual es un espectro de variación muy amplio, pues en general, el número de esporangios en el género es menor que 20. Según LITWIN (1985), cuyo material supuestamente fue en parte idéntico al de ASH et al. (1982), el número de esporangios varía entre 5 y 14 (diferencia de 9). Según POPA in GIVULESCU & POPA (1998), la diferencia entre mínimo y máximo de esporangios en cada especie alcanza siete, y la

diferencia promedio es de aproximadamente cuatro. La variabilidad en *Phlebopteris smithii* admitida por ASH et al. (1982) indica que se aglomeraron varias especies naturales ("lumping"). El presente autor considera que *Phlebopteris utensis* es una especie en su propio derecho.

La relación de *Phlebopteris smithii* con el grupo de *Phl. polypodioides* es sólo marginal. Se distingue de la segunda especie no sólo en la poca reticulación de la venación, sino también en su hábito más fino, y apenas cabe duda de que se trata de una especie independiente. En cuanto a la reticulación, *Phlebopteris smithii* tiene una posición entre *Phlebopteris polypodioides* y *Phlebopteris muensteri*, y es más semejante a la segunda. Aunque la diferencia entre el material sonoreño y la especie alemana es sutil, es posible separarlas con base en dimensiones y densidad de las pinas. Mientras que en los especímenes de Sonora, en 10 cm del raquis se insertan 25-50 pinas, según las ilustraciones de HIRMER y HOERHAMMER (1936) o en WEBER (1968), *Phl. muensteri* presenta normalmente menos de 20. La densidad de las pinas en los ejemplares burdos (DAUGHERTY, 1941) no concuerda con lo anterior.

***Phlebopteris angustiloba* (PRESL) HIRMER &  
HOERHAMMER 1936**

Lám. III, fig. 4-7

**Basionym:** *Gutbiera angustiloba* PRESL in STERNBERG 1838.- STERNBERG, Tentamen, vol. 2, p. 116, pl. 33, fig. 13 a-e.

**Synonyms:** See HIRMER & HOERHAMMER, 1936: 26; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993: 241.

**Diagnosis:** Frond large; main segments of blade deeply pinnatifid; pinnae very closely crowded with no interspaces, confluent at base, linear, parallel-sided almost to the tip, up to 5 mm wide; pinna bases forming together two zones along the rachis forming a distinct ribbon-like stripe. Secondary venation dichotomous, consecutive veinlet groups with prominent almost straight proximal veinlets touching the pinna margin at about 90°, deeply sunken into the blade and,

thus, forming a pattern of sub-quadrangular or sub-rectangular, adaxially convex meshes ("fields"); other veinlets much weaker.

**Punto de muestreo:** Cerca del poblado de El Encinal (y los cerros Los Pilares), Sonora centro-oriental, México. El Crucero, Capa 2 (537B CLP-IG-UNAM, área de trabajo 5 de WEBER, 1985 a, fig. 5, 28°33'02"N /109°21'10"W).

**Descripción:** Sólo unos 20 especímenes fueron recolectados en el único punto de muestreo 537B, El Crucero, capa B (WEBER, 1985 a, fig. 5). No se observaron frondas completas ni las características bases de la lámina foliar. El mismo estrato también arrojó *Phlebopteris crenulata*. Sin embargo, las dos especies se encontraron en diferentes capas del estrato común. A diferencia de *Phlebopteris crenulata*, *Phl. angustiloba* es de un nivel llamativo donde las fisuras entre roca y fósiles están teñidas de color rojo y blanco, por hidróxido de hierro y caliche.

El material mexicano de *Phlebopteris angustiloba* asemeja el de Franconia, Alemania, mas la forma mexicana presenta formas un poco más burdas. Esta diferencia no es suficiente para distinguir la forma subespecífica *sonorensis*, prevista por WEBER (1985 a)

Las pinas de *Phlebopteris angustiloba* llaman la atención por sus aréolas muy prominentes, casi cuadradas o de trapecio. Sobre todo en las frondas fértiles, son marcadamente abombadas. Las aréolas están bordeadas por la vena media, las venillas secundarias y el borde de la pina. En vista adaxial, las aréolas son convexas y a veces tan prominentes y amplias que pueden quedar recostadas como bolsas encima de las porción proximal de la aréola siguiente distalmente (p. ej. Lám. II, fig. 2 arriba a la izquierda y cerca del raquis). Obviamente, estas aréolas son cóncavas adaxialmente, y contienen los soros, los cuales apenas pueden observarse en los ejemplares de Sonora. En ningún ejemplar se observa la venación secundaria. Las venillas terciarias fueron observadas por HIRMER & HOERHAMMER (1936, fig. texto 5) en material de Franconia; se extienden entre las secundarias, son más o menos diagonales, y pueden formar mallas menores.

Todos los especímenes sonorenses muestran el lado adaxial de la fronda en relieve positivo o negativo, sin importar si se trata de parte o contraparte. El lado abaxial quedó más firmemente adherido al sedimento, porque este último penetró al interior de las bolsas, rodeando los soros. Por lo tanto, éstos están ocultos, pero en el centro de algunas aréolas se nota su presencia por el pequeño ombligo y un abultamiento que forman en el lado adaxial. Los intentos de preparar los soros fallaron, y la forma, las dimensiones y el número de los esporangios de cada soro se desconocen todavía. También en esta especie, como en *Phlebopteris smithii*, los patrones de lámina foliar están muchas veces deformados debido a sepultación inclinada, lo cual sugiere que los segmentos primarios no fueron planos, sino doblados a lo largo de los raquis.

El material tipo de esta especie proviene de las capas de transición entre el Triásico y Jurásico de Franconia, Alemania, y la comparación con el material sonorense se basa en primer lugar en HIRMER & HOERHAMMER (1936).

**Marco ecológico:** WEBER (1968) asignó esta especie a una comunidad de plantas higrófilas o de agua estancada de una planicie de inundación fluvial y, ocasionalmente, esta especie se encuentra en Franconia asociada con carbón, p. ej. en Theta, cerca de Bayreuth. El material sonorense proviene de un punto de muestreo donde *Macrottaeniopteris*, sp. A es codominante, una especie muy frecuente que puede considerarse como ubicuista, junto con *Asterotheca santaclarae* (WEBER, 1985b), también codominante, y varias formas de *Laurozamites* (WEBER & ZAMUDIO-VARELA, 1995). Esta asociación indica los mencionados ambientes con elevada humedad edáfica o de agua estancada cerca de lugares que permitían la formación de turba. La roca encajonante de estos fósiles es de color gris muy oscuro, y se había quedado expuesta por los trabajos de un proyecto de exploración de yacimientos de carbón de la Comisión Federal de Electricidad.

**Distribución geográfica y edad:** *Phlebopteris angustiloba* se conoce principalmente del Rético y Liásico de Eurasia (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, 1993; TSAO, 1965). Un registro japonés

(como "*Pecopteris geyleyriana*") que fue asignado a *Phlebopteris angustiloba* por NATHORST (1890) y por HIRMER & HOERHAMMER (1936) no fue confirmado por VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1993). Hasta su descubrimiento en Sonora, la especie no se conocía de América, con excepción de Groenlandia.

***Phlebopteris otongensis* sp. nov.**

Lám. IV, V

**Previous record:**

1982. *Phlebopteris* sp., DELEVORYAS: p. 71.

**Diagnosis:** Pinnae oblong triangular or sublinear to linear, often falcate, pinnule margin entire, straight, pinnae about 1.5 mm in width in sterile, to 5.5 mm wide in fertile pinnae; pinnule midrib about 0.5 to 0.8 mm wide, neither curved nor decurrent at base, attached to the rachis at an axillary angle of often 90° or slightly less, secondary venation slightly reticulate, pinnule with one continuous row of angular primary arches along both sides of a central groove of the adaxial side of the midrib, arches much under 1 mm long as measured parallel to the midrib, about half as broad as the midrib, additional veinlets scarcely dichotomized and anastomosing to the margin, rarely forming marginal or submarginal loops; veinlets curved to the apex at pinnule margin. General orientation to the pinnule midrib about 70-80°.

**Holotype:** Specimen IGM-PB-1230; Lám. (Pl.) IV, fig. 4.

**Type paleodeme:** All plant remains from the type locality belonging to *Phlebopteris otongensis*.

**Type locality:** Road cut along dirt road between the mining village Otongo and the pump station of the subterranean water pipe from the valley to the village (Loc. 2936 CLP-IGM-UNAM; about 98°45'30"W, 20°57'20"N, Hidalgo, Mexico).

**Type stratum and age:** Huayacocotla Formation, Lower Jurassic (Hettangium).

**Derivation of name:** *otongensis*: found close to Otongo.

**Descripción:** Como es frecuente en la literatura sobre *Phlebopteris*, en la Lám. IV, arriba, se dio preferencia a fragmentos de frondas con la base pediforme de la lámina foliar. En la base de la lámina, los pecíolos alcanzan 7 mm de anchura. Distalmente, el pecíolo que en vida era más o menos vertical, es curvo y, mediante fusión lateral de las bases de los segmentos primarios, forma un ensanchamiento plano en forma de semicírculo o abanico que en vida estaba en posición más o menos horizontal (Lám. IV, fig. 4). La fronda de la Lám. IV, fig. 3 fue sepultada diagonalmente al estrato, y se observa en vista lateral por lo cual el ensanchamiento prácticamente no se nota. En el borde distal de esta estructura, se insertan entre 10 y 22 segmentos primarios. El mejor fragmento de fronda ilustrado aquí, en fig. 4, muestra al menos 12, y quizás 14 segmentos. El raquis de cada segmento tiene en su base 2.5 mm de ancho y porta alas de 1 mm de anchura, que se observa sólo en la porción del segmento que no tiene pinas. Distalmente, el ala se presenta en las bases confluyentes de las pinas vecinas.

En la población de *Phlebopteris otongensis* se encuentra "*Spiropteris*" con frecuencia y, supuestamente, el material permite observaciones sobre la ontogenia de las frondas. En *Phlebopteris otongensis* y otras especies del mismo género, las pinas jóvenes, no totalmente expandidas, pueden ser triangulares, oblongo-triangulares o cerca de la base sublineares, y más distalmente oblongo-triangulares o triangulares. En *Phlebopteris braunii*, esta característica se encuentra aun en frondas con crecimiento terminado. En el material de Otongo se han encontrado tales pinas sólo en frondas juveniles. Los soros aparecen temprano durante el desarrollo de las pinas, y mientras que están inmaduros, tienen diámetros marcadamente decrecientes hacia el ápice, y es probable que su diferenciación avanzara de la base de la pina al ápice en correlación con el crecimiento de expansión y en longitud. En la Lám. V, fig. 1, 2 se muestra un fragmento de fronda con segmentos primarios muy jóvenes, algunos todavía en estado de "*Spiropteris*", donde faltan los estados intermedios de pinas triangulares y las pinas expandidas son redondeadas. Pero un fragmento de otra fronda más grande, a mano derecha en la misma figura, muestra algunas pinas oblongo-triangulares.

La forma de los ápices de las pinas en el ejemplar de la Lám. III, fig. 4 parece indicar que el crecimiento expansivo de la misma no quedó concluido. La fronda fértil en Lám. IV, fig. 5 indica que las pinas crecían más rápidamente en longitud que en anchura y que los soros maduraban progresivamente, a partir de la base de la pina. Un ejemplo análogo es el espécimen de *Phlebopteris muensteri* (¿o *braunianus*?) en WEBER (1968, lám. 7, fig. 64). Por lo anterior, para formular diagnóstico de especies de *Phlebopteris*, la forma de las pinas no debe ser usada sino cuando hay certeza de que se describe material con frondas cuyo crecimiento estaba concluido. El mismo tipo de crecimiento se encuentra en el género *Nephrolepis*, que se cultiva abundantemente.

La venación e inclusive las venas medias de las pinas no se observan con claridad, pues por lo general las impresiones están sobreimpresas con patrones de crestas paralelas de minerales secundarios (Lám. IV, fig. 8). En otras piezas pueden ser mucho más marcados (véase Lám. V, fig. 4, raquis y venas medias).

Los fragmentos estériles como el de la Lám. IV, fig. 5 son muy frecuentes en el material. Las siguientes observaciones se hicieron en un ejemplar similar. La anchura de las venas medias parece variar fuertemente en esta especie, lo cual se debe a diferencias de preservación. A primera vista, *Phlebopteris otongensis* puede confundirse fácilmente con otras especies del género, cuyas pinas no presentan venación reticulada. Cuando un ejemplar está preservado como réplica, la vena media por lo normal parece más delgada de lo que era en realidad. Cuando el fósil muestra venas medias con claridad, se puede medir su anchura real. Éste es el caso en el espécimen de la Lám. IV, fig. 6, donde las venas medias ocupan aproximadamente 1/5 de la anchura de la pina.

Las ilustraciones en Lám. IV, fig. 7, 8 muestran tal estado de preservación en dos fotografías (aprox. x 10) del mismo detalle de un grupo de tres pinas de una fronda estéril. En primer lugar confirman que la venación secundaria de *Phlebopteris otongensis* muestra anastomosis escasas. El área ocupada por las venas medias está representada por surcos centrales profundos, acompañados por dos franjas paralelas correspondientes al cuerpo de la misma vena. En la fig.

7, éstas resaltan por la iluminación, que deja una de ellas a la sombra. Las mitades derechas de las láminas se orientan en las figuras hacia abajo y las izquierdas hacia arriba. También, se nota que las pinas en vida estaban revolutas. En este espécimen, la anchura de la vena media es aproximadamente  $\frac{1}{4}$  de la anchura de la pina, es decir, las porciones de la lámina entre la vena media y el borde de la pina tenían como  $1\frac{1}{2}$  de la anchura de la vena media.

Las venas secundarias no se originan lateralmente en la vena media, sino adaxialmente a lo largo del surco central de la misma. La característica más importante de esta especie es la presencia de hileras ininterrumpidas de arcos primarios muy angostos en la venación secundaria, mismos que se ubican en dos hileras encima de las mitades de la vena media, mas no alcanzan las partes marginales de la lámina. La fotografía de la Lám. IV, fig. 7 se tomó bajo luz rasante de arriba, para mostrar las venas medias y los arcos primarios. En las mitades sombreadas de las venas medias, la iluminación hace resaltar las aréolas prominentes, apenas visibles. En las mitades fuertemente iluminadas de las pinas, sobre todo en la segunda pina de abajo, se notan las venillas correspondientes que aparecen como surcos semejantes a guirnaldas. La fotografía de la Lám. IV, fig. 8 se tomó bajo luz rasante lateral, la cual resalta la venación secundaria entre los arcos primarios y los bordes de las pinas. También en esta figura, los arcos primarios se observan mejor en la pina de en medio. Muchas venillas secundarias se originan de los arcos primarios bajo un ángulo axial de  $70-80^\circ$ , y alcanzan una densidad máxima de unos 45/cm. En general, tienen base recta y distalmente, cerca del borde de la pina, son curvas hacia el ápice de la misma. Aproximadamente el 20% de ellas se ramifica dicotómicamente, y a veces se dan mallas secundarias por la fusión de venillas vecinas. El hecho de que apenas se observen arcos marginales puede ser debido a que los márgenes de las pinas son revolutos. A pesar de ello, parece que la venación de esta especie es esencialmente abierta. Debido a la escasez de dicotomías y fusiones de las venillas, la venación de las porciones libres de la láminas muestra un patrón muy regular y firme.

Valga repetir que el fragmento foliar de la Lám. IV, fig. 7, 8 está cubierto por crestas más o menos paralelas

de minerales secundarios, que en algunos puntos de las ilustraciones podrían confundirse con venillas. Éstas se encuentran, sobre todo, en los surcos centrales de las venas medias e impiden la observación clara de los puntos en donde se originan aquellas venillas que forman los arcos primarios.

En general, en el material de Otongo los soros son escasos y mal preservados. Todos los fragmentos fértiles ilustrados aquí muestran el lado adaxial de la fronda. La laja ilustrada en la Lám. V, fig. 3 muestra predominantemente material fértil, pero los soros no se observan con claridad (fig. 4, 5). Posiblemente haya soros en diferentes fases de su maduración en el material. De acuerdo, con ello, los soros inmaduros están marcadas en el lado adaxial de la lámina sólo con un ombligo en forma de punto, en otros casos se nota un ombligo y un contorno circular, y ocasionalmente los soros más maduros se observan como abultamientos circulares, adaxialmente convexos. Al parecer, los soros medían menos que 1 mm de diámetro, y las distancias entre ellos son muy variables. No se conoce el número de esporangios.

**Comparaciones:** *Phlebopteris otongensis* asemeja *Phlebopteris smithii*, aunque la mala preservación de los soros en el material de Otongo pone un límite a la comparación. Sin embargo, la venación secundaria de *Phlebopteris otongensis* presenta suficientes características diferenciales. Los arcos primarios forman hileras continuas a lo largo de las venas medias, lo cual sugiere una relación con *Phlebopteris polypodioides*. En esta última especie, los arcos primarios se originan lateralmente en las venas medias, y son mucho más amplios. En el material tipo de *Phlebopteris polypodioides* del Jurásico Medio de Yorkshire, las anastomosis entre las venillas secundarias son mucho más frecuentes. Entre las especies descritas de Sonora, *Phlebopteris crenulata* es remotamente similar, pero las pinas tienen bordes crenulados y los arcos primarios son mucho más amplios.

## PALEOECOLOGÍA

Muchos helechos leptosporangiados modernos pertenecen al estrato herbáceo. Por analogía, sus fósiles

tienen importancia para el reconocimiento de tipos de vegetación y comunidades del pasado, ya que el estrato herbáceo comúnmente está subrepresentado en el registro (WEBER, 1999). Las Matoniaceae no muestran evidencia de una forma de vida arbórea (*Weichselia* probablemente tenía hábito arbóreo), y las frondas no se desprendían íntegramente, por lo cual se fosilizaron in situ o, más frecuentemente, en depósito autóctono o subautóctono. En las especies de *Phlebopteris* y de otros géneros de la familia, se encuentran con frecuencia buenos especímenes con la base pediforme de la lámina foliar. Los yacimientos con frondas numerosas bien preservadas no son escasos, lo cual indica la sepultura de estos helechos quasi in situ y su preferencia por hábitats húmedos o acuáticos. Las especies modernas de Matoniaceae pueden formar poblaciones densas, monoespecíficas, lo cual probablemente también era el caso en el Mesozoico. Indicios paleoecológicos de este tipo están dados en el punto de muestreo de *Phlebopteris otongensis* sp. nov., en donde se encontraron fragmentos de frondas muy poco deterioradas en abundancia, junto con numerosos ejemplares de "*Spiropteris*", mientras que los rizomas de *Phlebopteris* no se han encontrado.

WEBER (1968) discutió un sitio de muestreo en el Hetangiano de Franconia, Alemania, donde se recolectaron numerosos rizomas de *Selenocarpus muensterianus* SCHENK, preservados in situ junto con detritus foliar de la misma especie, fuertemente degradado antes de la fosilización. Estos ejemplos ilustran la sepultación y preservación selectiva de órganos subterráneos y aéreos. Mientras que *Phlebopteris otongensis* se sepultó en el sedimento depositado encima del suelo en que radicaba, los rizomas de *Selenocarpus* se preservaron en un suelo fósil.

Las frondas jóvenes de *Phlebopteris* cuyo crecimiento de expansión no estaba concluido, son frecuentes en el punto de muestreo. Otras muy jóvenes, que muestran todavía la vernación circinada (estado de *Spiropteris*), son un elemento frecuente en la población, e incluso se encontró un fragmento con segmentos primarios expandidos y otros circinados juntos (Lám. V, fig. 1, 2). Se trata de plantas de un hábitat efímero, cuya comunidad estaba constituida por plantas jóvenes,

muchas veces con hojas pequeñas. Las pocas hojas de cicadofitas, entremezcladas con *Phlebopteris*, también son en su mayoría pequeñas o enanas.

La especie descrita es predominante en el sitio de muestreo, y se afirma que su crecimiento era gregario, formando una comunidad monoespecífica.

Con base en comparaciones entre especies cercanamente emparentadas ('method of the closest relatives') se asume con frecuencia que las Matoniaceae fósiles indican paleoclimas cálido-húmedos o similares (cf. ASH, 1991: 322). Si bien la discusión al final del artículo parece confirmar lo anterior, la gran diversidad y muy amplia distribución de la familia sugieren que tales generalizaciones deben usarse con reserva.

## FITOGEOGRAFÍA

Arriba se subrayó la extraordinaria presencia de tres especies de *Phlebopteris* en la Formación Santa Clara y, en vista de la edad de esta formación, el incremento drástico de los registros más antiguos del género. Hasta la fecha se refirieron floras regionales de similar antigüedad y con más de una especie, sólo de América del Norte, y con sus tres especies, la flora sonoreense rebasa todas las floras contemporáneas, mundialmente. Este número es independiente de las identificaciones propuestas; y el autor refutó en publicaciones anteriores que esta diversidad sea un indicio de una edad menor de la formación.

En términos fitogeográficos, esta diversidad precoz también puede ser indicio de la ubicación de una radiación temprana de *Phlebopteris* a partir de la cual el género migró a través de Laurasia hacia el este (y de latitudes bajas a altas: Groenlandia). Esto podría explicar la observación de DOBRUSKINA (1994: 213), de que *Phlebopteris* se ha registrado sólo una vez en el Cárnico de Eurasia, en la flora de Lunz, Austria, y que es raro aun en el Nórico. Ciertamente, durante el Triásico Tardío el género jugó un papel marginal en Europa y el norte de Asia, y la mayoría de los registros de esa edad es referida de Asia Central y Oriental (CORSIN & WATERLOT, 1977, lám. 29).

Lo anterior implícitamente se basa en que la Formación Santa Clara se encuentra hoy en día en el

mismo lugar de placa continental norteamericana, como en el Triásico Tardío, lo cual es problemático. ASH (1991) conjeturó que la formación haya sido depositada sobre el Terreno de Cortés y que, por tanto, la flora sea exótica (cf. ASH, 1991, tab. 1). Supuestamente, este terreno hipotético, de proveniencia desconocida, según los autores, se unió con la placa norteamericana en el Paleozoico (CAMPA & CONEY, 1983; CONEY & CAMPA, 1984). Por consiguiente, la propuesta de ASH es errónea, porque obviamente no respeta la secuencia temporal de los eventos. Como alternativa tampoco muy aclamada, se considera un desplazamiento siniestro NNW-SSO, de unos 800 km, de la Formación Santa Clara a lo largo de la llamada megacizalla Mojave-Sonora, que supuestamente estuvo activa en el Jurásico (Mojave-Sonora-Megashear: SILVER & ANDERSON, 1974; ANDERSON & SILVER, 1979). Desde que se propuso, la existencia real de tal estructura no ha dejado de ser controversial y hoy se nota una tendencia fuerte a refutarla o, por lo menos, a cuestionar la edad jurásica (MOLINA-GARZA & IRIONDO, 2005). En lo particular, DICKINSON & LAWTON (2001) propusieron que se trata de una línea de falla transforme que estuvo activa en el Pérmico y, quizás, en el Triásico Temprano:

“Net California-Coahuila transform slip of  $950 \pm 25$  km ... implies a slip rate of  $\sim 30$  mm/yr during the interval 281-248 Ma while the East Mexico arc was active. Offset of the Caborca block has previously been attributed to slip along the supposedly Jurassic Mojave-Sonora megashear ... Subsequent analysis of the Mojave region has shown, however, that associated continental truncation of the Cordilleran margin predated Jurassic time ... , and paleomagnetic data from Lower Jurassic-Middle Jurassic strata of the Caborca block fail to support any significant postdepositional tectonic transport with respect to North America ...” (DICKINSON & LAWTON, 2001; referencias bibliográficas no citadas, sustituidas con puntos suspensivos).

La flora de la Formación Santa Clara no es exótica. Al autor no le queda claro por qué ASH (1991) citó como fuente a WEBER (1985), en su tabla de las floras exóticas, pues el presente autor nunca mencionó el terreno de Cortés. En cambio, las publicaciones de ANDERSON y SILVER ya se habían citado en WEBER (1980 [1982]).

Si la ubicación geográfica de la flora de la Formación Santa Clara efectivamente cambió, de acuerdo con la hipótesis original de ANDERSON y SILVER, es obvio que en la etapa de sedimentación se ubicaba más cerca de la Formación Chinle, que en la actualidad. Tanto más llamativa es la diferencia entre las dos floras. Ambas formaciones son tan diferentes desde el punto de vista sedimentológico, que apenas pueden haberse formado en la misma cuenca. De cualquier forma, parece prematuro dar opiniones sobre desplazamientos de la Fm. Santa Clara, que se consideran aun como irrelevantes para interpretaciones fitogeográficas.

En un mapamundi moderno, los registros jurásicos de *Phlebopteris* parecen concentrarse en una zona latitudinal de Europa Central al occidente de Asia Central, pasando por el Mar Caspio y el Mar Negro (CORSIN & WATERLOT, 1977). Sólo los hallazgos en Groenlandia se encuentran lejos de este cinturón. Esta distancia disminuye cuando se usa un mapamundi para el Jurásico. Mutatis mutandis, también así la distribución resulta limitada a un cinturón latitudinal, donde en el panorama paleoclimatológico poco contrastado del Jurásico, probablemente reinaba un clima cálido-húmedo.

Los registros en Asia no pueden correlacionarse fácilmente con la columna estratigráfica estándar de América del Norte. Sin embargo, valga repetir que TSAO CHEN-YAO (1965) refirió *Phlebopteris angustiloba* del Triásico Tardío de Siaoping.

## AGRADECIMIENTOS

Numerosas personas han apoyado la investigación de la flora triásica de Sonora en el transcurso de los años. El autor agradece estos apoyos en forma general. Los fósiles fueron recolectados en gran medida por estudiantes del autor. Las fotografías fueron hechas por ARMANDO ALTAMIRA y HÉCTOR HERNÁNDEZ-CAMPOS, siempre a cuatro manos junto con el autor. El autor se declara responsable de sus ideas y los errores que quizás sobrevivieron las numerosas revisiones. Este trabajo fue financiado temporalmente por DGAPA (UNAM) en el marco de los proyectos IN-205392 e IN-221196.

## LITERATURA CITADA

- AGUILERA, J. G. (1938) - *Yacimientos carboníferos de las cuencas de los ríos Yaqui y Matape, Estado de Sonora*: 84 p., 4 pl. (ms. inéd.).
- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1893) - *Datos para la Geología de México*: México, D.F., Imprenta y Colorgrafía Cosmos: 88 p.
- AGUILERA, J. G. & E. ORDÓÑEZ (1896) - Bosquejo geológico de México. Instituto Geológico de México, Boletín, 4-6: 270 p.
- ANDERSON, T. H. & L. T. SILVER (1979) - *The role of the Mojave-Sonora Megashear in the tectonic evolution of Sonora*. Geological Society of America, Annual Meeting, San Diego, Guide Book Field Trip 27: 95-68.
- ANDREWS, H. N. JR. & É. BOUREAU (1970) - Classe des Leptosporangiopsida. In: ANDREWS, H. N., JR., CH. A. ARNOLD, É. BOUREAU, J. DOUBINGER, & S.
- LECLERCQ, (1970) - *Traité de Paléobotanique. Tome 4, Fascicule 1. Filicophyta*. País, Masson: 257-406.
- ARECES-MALLEA, A. E. (1990) - *Piazopteris branneri* (WHITE) LORCH, helecho del Jurásico Inferior-Medio de Cuba. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 3(1): 25-40.
- ARNOLD, Ch. A. (1956) - Fossil ferns of Matoniaceae from North America. *Journal of the Paleontological Society of India*, 1: 118-121.
- ASH, S. R. (1991) - A new Jurassic *Phlebopteris* (Plantae, Filicales) from the Wallowa Terrane in the Snake River Canyon, Oregon and Idaho. *Journal of Palaeontology*, 65(2): 322-329.
- ASH, S. R., LITWIN, R. J. & TRAVERSE, A. (1982) - The Upper Triassic fern *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD and its spores. *Palynology*, 6, p. 203-219 (citado también como ASH *et al.*, 1982).
- BRONGNIART, Adolphe DE, [1828 (1836)] - *Histoire des végétaux fossiles*. Vol. 1. París: 488 p. (1836: p. 369-488).
- CAMPA, F. & P. J. CONEY (1983) - Tectono-stratigraphic terranes and mineral resource distributions in Mexico. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 20: 1040-1051.
- CONEY, P. J. & M. F. CAMPA (1984) - Terrenos sospechosos de aloctonía y acreción del occidente y sur del continente norteamericano. *Departamento de Geología, Universidad de Sonora. Boletín*, 1: 1-24.
- CORSIN, P. & WATERLOT (1977) - Paleobiogeography of the Dipteridaceae and Matoniaceae of the Mesozoic. *IV International Gondwana Symposium*: 51-70, Calcutta.
- DAUGHERTY, L. H. (1941) - *The Upper Triassic flora of Arizona*. Carnegie Institution of Washington, Publication 526: 108 p.
- DELEVORYAS, T. (1982) - A new *Coniopteris* from the Middle Jurassic of Tecamatlán, Puebla, Mexico. *Phyta, Studies on Living and Fossil Plants, Pant Commemorative Vol.*: 71-76.
- DICKINSON, W. R. & T. F. LAWTON (2001) - Carboniferous to Cretaceous assembly and fragmentation of Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 113 (9): 1142-1160.
- DOBROUSKINA, I. A. (1994) - *Triassic floras of Eurasia*. Österreichische Akademie der Wissenschaften. Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen, 10: 1-422.
- ETHERIDGE, E. JR. (1888, 1889) - Additions to the fossil flora of Australia. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, ser. 2, 3: 3, 2 pl.*, 1300-1308, pl. 37, 38 (no visto, cit. in STAUB, M., *Palaeontologie*. In: JUST's Botanischer Jahresbericht, 16: 225; 17: 305, 338).
- GIVULESCU, R. & M. POPA (1998) - *Aninopteris formosa* GIVULESCU et POPA, gen. et sp. nov., a new Liassic matoniaceous genus and species from Anina, Banat, Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 104: 51-66.
- HARRIS, T. M. (1926) - The Rhaetic flora of Scoresby Sound East Greenland. *Meddelelser om Grønland*, 68: 45-148.
- HARRIS, T. M. (1931) - The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 1: Cryptogams (exclusive of Lycopodiales). *Meddelelser om Grønland*, 85(2): 1-104.
- HARRIS, T. M. (1937) - The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Part 5: Stratigraphic relations of the plant beds. *Meddelelser om Grønland*, 112(2): 1-114
- HARRIS, T. M. (1961) - *The Yorkshire Jurassic flora. I. Thallophyta-Pteridophyta*. British Museum (Natural History), London, 212 p.
- HARRIS, T. M. (1980) - The Yorkshire Jurassic fern *Phlebopteris braunii* (GOEPPERT) and its reference to *Matonia* R. BR. *Bulletin of the British Museum, Natural History (Geology)*, 33(5): 295-311.
- HIRMER, M. & L. HOERHAMMER (1936) - Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung der fossilen und rezenten Matoniaceen. *Palaeontographica*, 81: 1-70.
- JONGMANS, W. J. & GOTHAN, W. (1951) - Beitrag zur Kenntnis von *Alethopteris branneri* WHITE. *Anais Acad. Bras. Cienc.*, 23(3): 283-290.
- KLAVINS, SHARON D., T.N. TAYLOR & E. L. TAYLOR (2004) - Matoniaceous ferns (Gleicheniales) from the Middle Triassic of Antarctica. *Journal of Paleontology*, 78(1): 211-217.

- LITWIN, R.J. (1985) - Fertile organs and in situ spores of ferns from the Late Triassic Chinle Formation of Arizona and New Mexico, with discussion of the associated dispersed spores. *Review of Paleobotany and Palynology*, 44: 101-146.
- LORCH, J. (1967 [1968]). A Jurassic flora of Maktesh Ramon, Israel. *Israel Journal of Botany*, 16: 131-155.
- MALDONADO-KOERDELL, M. (1950) - Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín*, 55: 73 p.
- MILLAY, M.A. & T.N. TAYLOR (1990) - New fern stems from the Triassic of Antarctica. *Review of Paleobotany and Palynology*, 62: 41-64.
- MOLINA-GARZA & IRIONDO, A. (2005) - La Megacizalla Mojave-Sonora. La hipótesis, la controversia y el estado actual de conocimiento. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, 57 (1, 2): 1-26.
- NATHORST, A. G. (1890): Beiträge zur mesozoischen Flora Japans. *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien. Denkschriften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 57: 43-60.
- OCHOA-CAMARILLO, H. (1997) - Geología del anticlinorio Huayacocotla en la región de Molango, Hgo., México. *Inst. de Investigaciones en Ciencias de la Tierra de la Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo e Inst. Geología de la Univ. Nacional Autónoma de México. Segunda Convención sobre la Evolución Geológica de México y Recursos Asociados, Pachuca, Hidalgo, Libro Guía de las Excursiones Geológicas*, Excursión 1: 1-17.
- POTTER, P. E., F. VERDUGO, F. GONZÁLEZ, J. GONZÁLEZ, J. AGUIRRE & M. PÉREZ (1980) -*Breve informe de actividades ...* Dirección de Minería, Geología y Energéticos, Gobierno del Estado de Sonora. Hermosillo: 6 S. und Anhänge (zit. als POTTER et al.; unveröff.)
- REMY, W., R. REMY, H. W. PFEFFERKORN, W. VOLKHEIMER, & E. RABE (1975) -Neueinstufung der Bocas-Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer *Phlebopteris-branneri*- und *Classopollis*-Flora. *Argumenta Palaeobotanica*, 4: 55-77, pl. 10-11.
- SILVA-PINEDA, A. (1969) - Paleobotánica y Geología de Tecamatlán, Estado de Puebla. Parte I: Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecamatlán, Estado de Puebla. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana*, 27: 1-77.
- SILVER, L. T. & T. H. ANDERSON (1974) - Possible left-lateral early to mid-Mesozoic disruption of the south-western North American craton margin. *Geological Society of America, Abstracts with Program*, 6: 955-956.
- SKOG, J.E. (2001) - Biogeography of Mesozoic leptosporangiate ferns related to extant ferns. *Brittonia*, 53: 236-269.
- STERNBERG, GRAF K. VON (1820-1838). *Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. 2 Vol. Leipzig, Prague (1838. Vol. 2: 81-220).
- STEWART, J. H. & ROLDÁN-QUINTANA, J. (1991) - Upper Triassic Barranca Group - Nonmarine and shallow-marine rift-basin deposits of northwestern Mexico. *Geological Society of America, Special Paper*, 254: 19-36.
- TIDWELL, W. D. & S. R. ASH (1994) - A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. *Journal of Plant Research (Japan)*, 107: 417-442.
- TSAO CHEN-YAO (1965) - Fossil plants from the Siaoping Series in Kaoming, Kwangtung. *Acta Palaeontologica Sinica*, 13(3): 510-527.
- VAKHRAMEEV, V. A. (1965): First discovery of Jurassic flora in Cuba. *Paleontological Journal*, 3: 123-126.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. (1993) - A review of the Matoniaceae based on in situ spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78: 135-267.
- WEBER, R. (1968) - Die fossile Flora der Rhät-Lias-Übergangsschichten von Bayreuth (Oberfranken) unter besonderer Berücksichtigung der Coenologie. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, 72: 73 p., 17 pl.
- WEBER, R. (1980 [1982]) - Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 4(2): 111-124.
- WEBER, R. (1985 a) - Las plantas fósiles de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora, México) - Estado actual de las investigaciones. In: WEBER, R. (Ed.), *III Congreso Latinoamericano de Paleontología. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tercer Congreso Latinoamericano de Paleontología, Oaxtepec, Mor., México, Memoria*: 107-124.
- WEBER, R. (1985 b) - Helechos nuevos y poco conocidos de la taoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora) NW-México. I. Marattiales. In: R. WEBER (Ed). *III Congreso Latinoamericano de Paleontología, México. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Memoria*: 125-137.
- WEBER, R. (1997) - How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas, and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(2): 225-243.

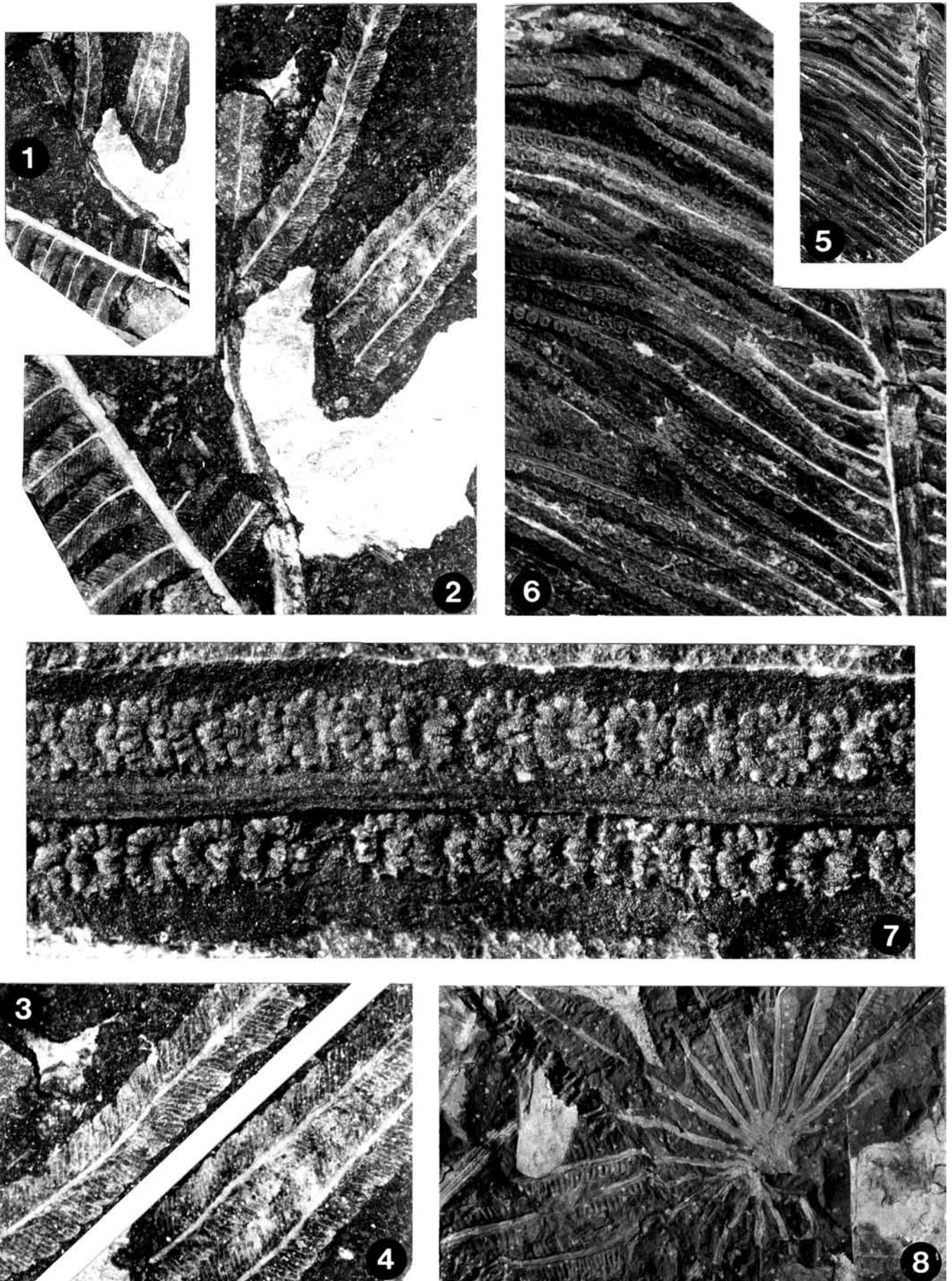
- WEBER, R. (1999) - New and poorly known ferns from the Santa Clara Formation (Late Triassic, Sonora) NW-Mexico. III. Marattiales. *Tranquilia* HERBST. A panamerican dimorphic genus. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16: 175-186.
- WEBER, R. (en esta publicación) - Homomorfismo en Equisetaceae del Triásico: *Asinisetum* gen. nov., *Equisetites aequecaliginosus* WEBER y conos asociados de Sonora, México.
- WEBER, R., Á. ZAMBRANO-GARCÍA, & F. AMOZURRUTIA-SILVA, (1980 [1982] a) -Nuevas contribuciones al conocimiento de la taoflora de la Formación Santa Clara (Triásico Tardío) de Sonora. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Revista*, 4(2): 125-137.
- WEBER, R., & G. ZAMUDIO-VARELA (1995) - *Laurozamites*, a new genus and new species of bennettitalean leaves from the Late Triassic of North America. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. Revista*, 12: 68-93
- WIELAND, G. R. (1914, 1916) - La flora liásica de la Mixteca Alta. Secretaría de Fomento, *Boletín del Instituto Geológico* (México), 31. Texto (1914): 165 p. Atlas (1916): 24 p., 50 pl. (I-L).
- WIELAND, G. R. (1926) - The El Consuelo Cycadeoids. *Botanical Gazette*, 81:72-86.
- ZAMBRANO-GARCÍA, Á. & R. WEBER (1985) - Nuevo ensayo de un panorama de la paleoecología de comunidades de la taoflora Santa Clara (Triásico Tardío, Sonora). In: WEBER, R., (Ed), *III Congreso Latinoamericano de Paleontología. Simposio sobre floras del Triásico Tardío, su fitogeografía y paleoecología. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Congreso Latinoamericano de Paleontología, 3, Oaxtepec, Mor., México, Memoria: 153-163.*
-

APÉNDICE:

LÁMINAS I-V

### Lámina I

- Fig. 1-4: *Phlebopteris crenulata* sp. nov. Holotipo (IGM-PB-1211; El Crucero, Capa 2; punto de muestreo 537B CLP-IG-UNAM, fig. 1: x 1; fig. 2: x 2; fig. 3 y 4: x 3).
- Fig. 5-8: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD. (IGM-PB-1211; base de la sección La Barranca 2, Potter & al., 1980, punto de muestreo 528 CLP-IG-UNAM).
- Fig. 5-7: Fragmento de fronda pequeña fértil. Debido a la iluminación no convencional de la derecha, abajo, los soros parecen prominentes, a diferencia del fósil. Nótese la asimetría de los soros como consecuencia de sepultación inclinada (fig. 3: x 1; fig. 4: x 3; fig. 5: ~x 16).
- Fig. 8: Fragmento de fronda pequeña con la base de la lámina foliar (x 1) (IGM-PB-1214; Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980).



**Lámina II: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD.**

Fig. 1-3, 6, 7: Fragmentos de frondas de la base de la Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980: punto de muestreo 528 (CLP-IG-UNAM).

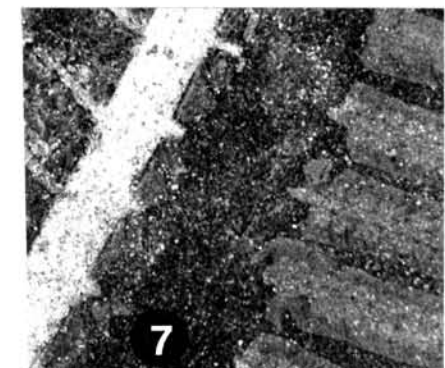
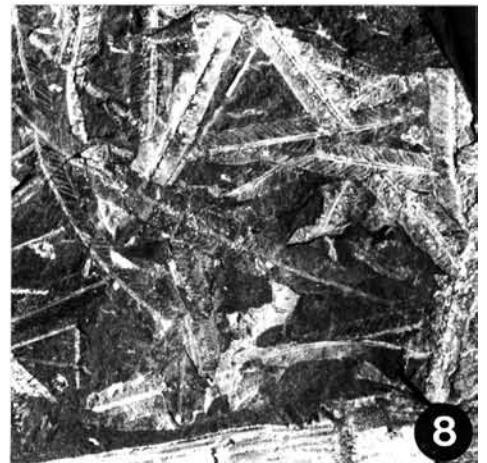
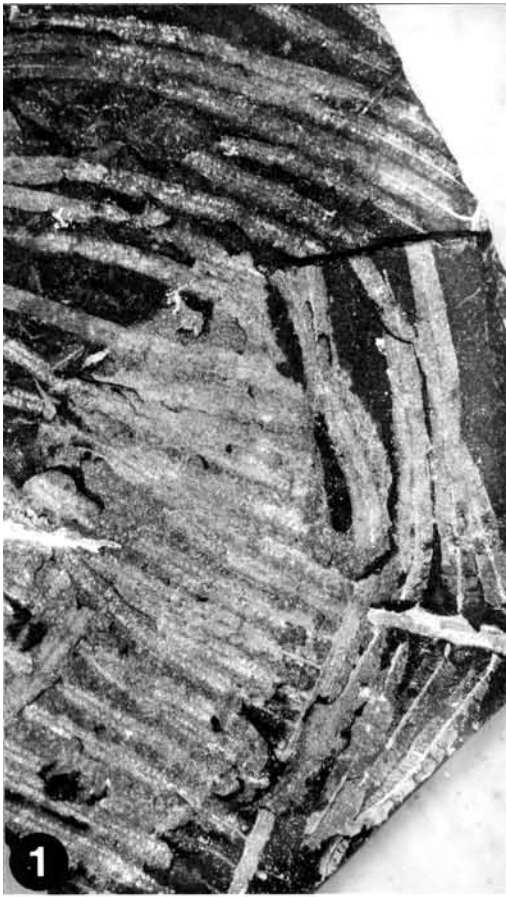
Fig. 1: Fronda muy grande (IGM-PB-1215, contraparte: 1216; x 1).

Fig. 2, 3: Impresión y contraparte de fronda grande. En la fig. 3 se nota una capa de caliche cubriendo la hoja (IGM-PB-1217, 1218: x 1).

Fig. 6, 7: Fronda fértil muy grande (IGM-PB-1219, contraparte 1220; fig. 6: x 1; fig. 7: x 3).

Fig. 4-5: Fronda fértil (IGM-PB-1221; fig. 4: x 1, fig. 5: x 2).

Fig. 8, 9: Detalles de venación y soros (IGM-PB-1222; Sección La Barranca 2, Potter & al., 1980; punto de muestreo 523 CLP-IG-UNAM; fig. 8: x 2; fig. 9: x 3).



**Lámina III**

Fig. 1-3: *Phlebopteris smithii* (DAUGHERTY) ARNOLD.

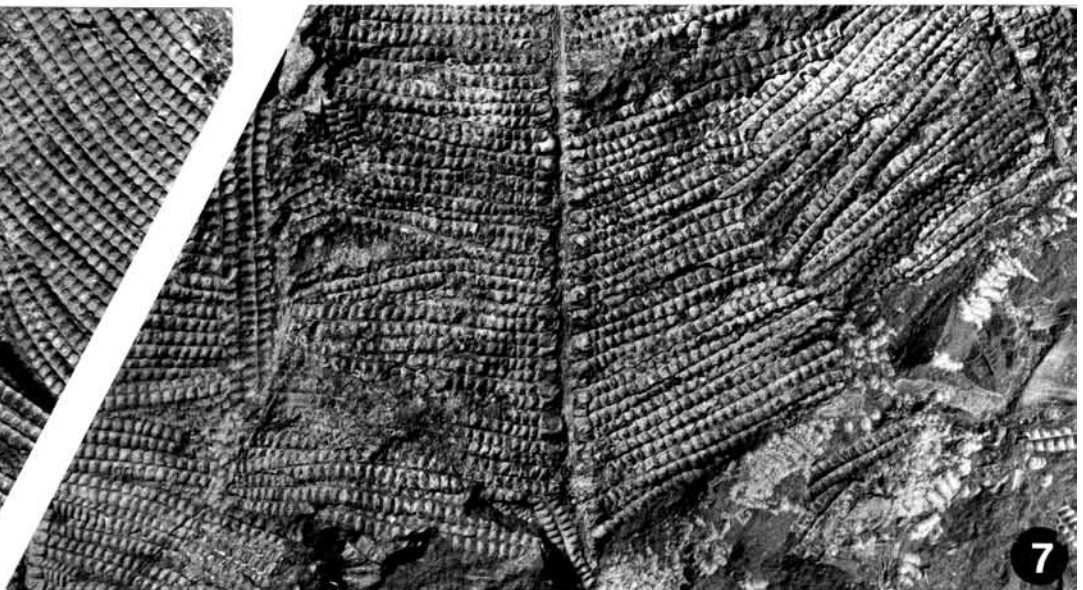
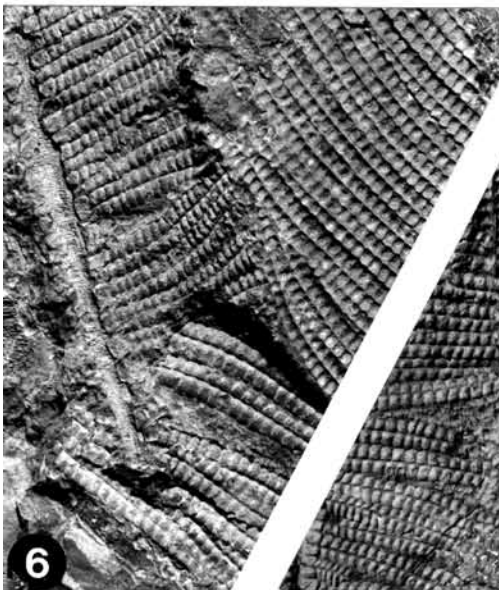
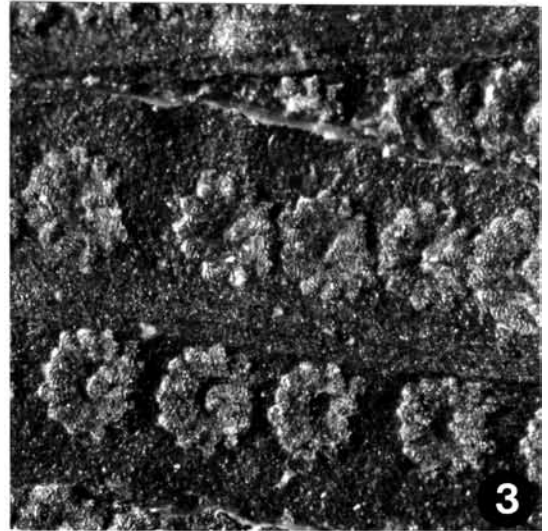
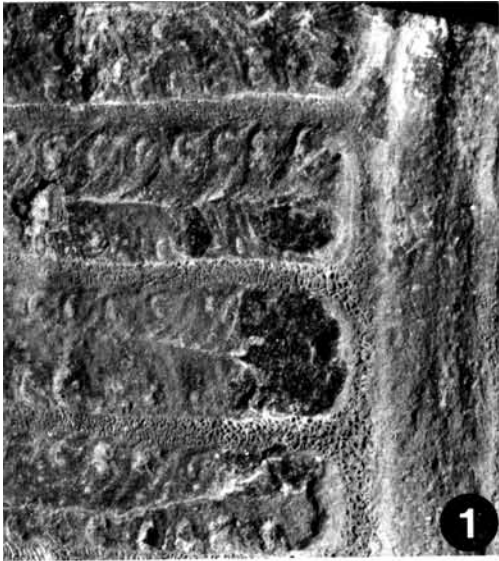
Fig. 1, 2: Detalles de la venación y posición de los soros (IGM-PB-1223, 1224; muestreo desconocido).

Fig. 3: Soros del espécimen de Lám. I, fig. 5-7 (~x 16).

Fig. 4-7: *Phlebopteris angustiloba* (PRESL) HIRMER & HOERHAMMER, El Crucero, capa 2, 537B CLP-IG-UNAM).

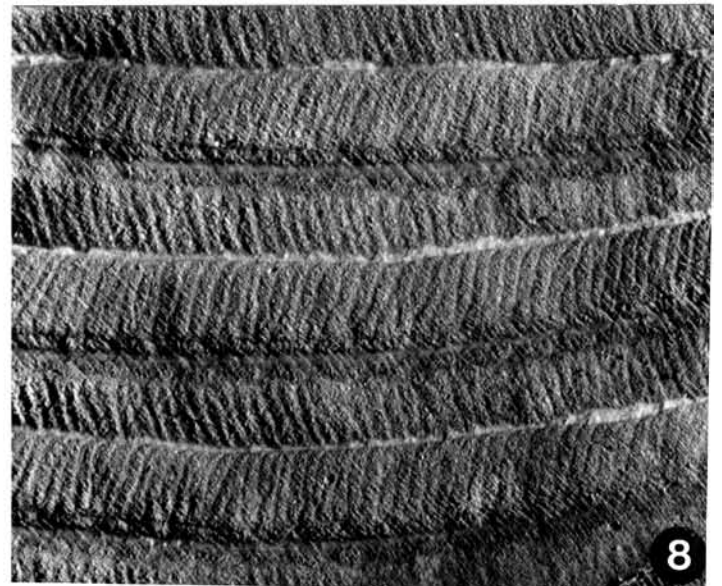
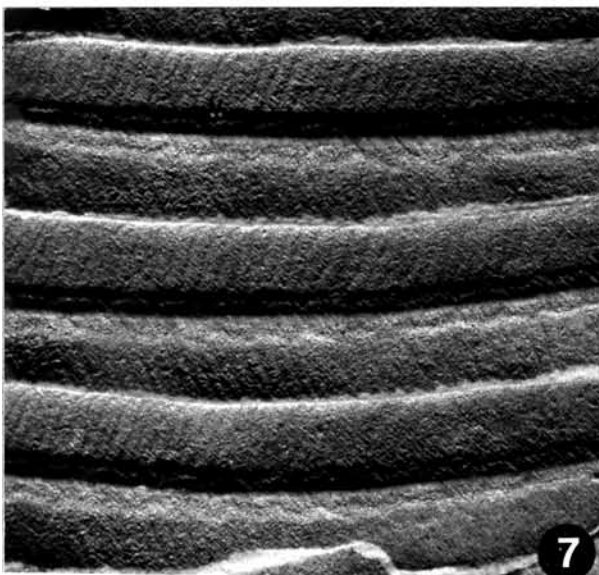
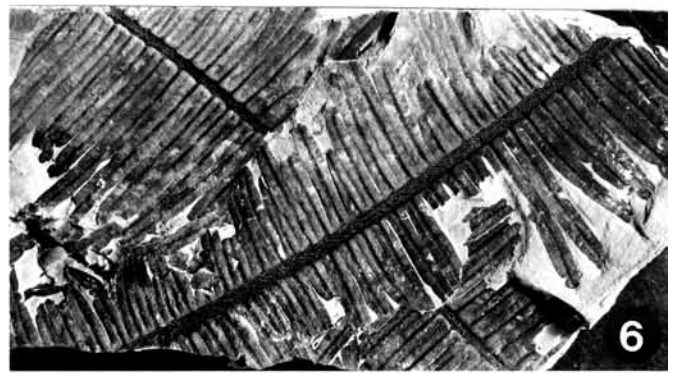
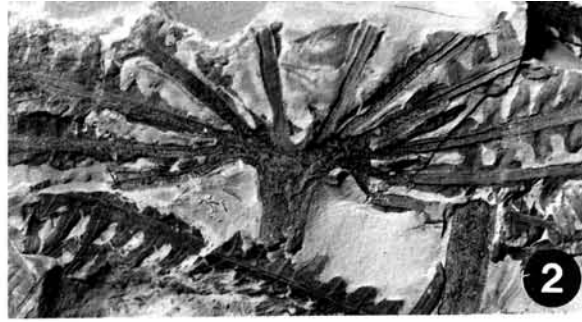
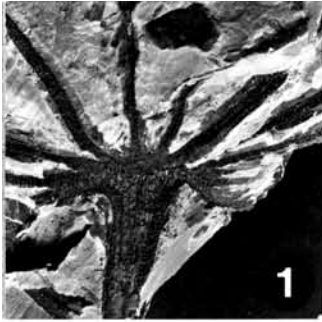
Fig. 4, 5, 7: (IGM-PB-565 b; fig. 4, 5: x 2; fig. 7: x 1).

Fig. 6: (IGM-PB-1225; x 1).



**Lámina IV:** *Phlebopteris otongensis* sp. nov. (todos de la localidad tipo)

- Fig. 1-4: Partes de frondas con base de lámina foliar preservada. Nótese la gran anchura de las pinas en el espécimen de fig. 1-3 (fig. 1: IGM-PB-1226; fig. 2: IGM-PB-1227; fig. 3: IGM-PB-1228, contraparte 1229; fig. 4: IGM-PB-1230; todas x 1).
- Fig. 5: Fragmento fértil (IGM-PB-1236; x 2).
- Fig. 6: Fragmento con una densidad de pinas poco usual (IGM-PB-1231: x 1).
- Fig. 7, 8: Fragmento con venación bien preservada. Bases de las pinas hacia la izquierda, ápices hacia la derecha. Véase texto (IGM-PB-1232, ambas x 10). Fig. 7: Luz rasante de arriba; fig. 8: iluminación con luz rasante de la derecha.



**Lámina V:** *Phlebopteris otongensis* sp. nov. (todos de la localidad tipo)

Fig. 1, 2: Fronda joven con algunos segmentos todavía circinados (IGM-PB-1233, fig. 1: x 1; fig. 2: x 2).

Fig. 3-5: Aspecto general de los especímenes de la localidad tipo con detalles de la preservación más frecuente de los soros (IGM-PB-1234, contraparte: 1235; fig. 3: x 1, fig. 4 y 5: ~x 5).

